Acta Phytotaxonomica Sinica

芍药属牡丹组的系统学研究—— 基于 RAPD 分析*

邹喻苹 蔡美琳 王子平

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室 北京 100093)

Systematic studies on *Paeonia* sect. Moutan DC. based on RAPD analysis

ZOU Yu-Ping CAI Mei-Lin WANG Zi-Ping

(Laboratory of Systematic & Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract Plants in Paeonia sect. Moutan DC., whose wild types are endemic to China, are deciduous subshrubs. Taxonomic treatments of most species in this section have long been in dispute. To address this question, both intraspecific and interspecific relationships of the species in this section were analyzed using RAPD markers. The dendrogram constructed by UPGMA showed that the accessions of the same species were always grouped together earlier than those of different species. The intraspecific similarity coefficients ranged from 0.60 to 0.90, grouping precisely those species of the same subsection together. Hence, the seven species under question can be well distinguished from each other. The similarity coefficient between P. delavayi and P. ludlowii was 0.60, and they were clustered in a clade. The similarity coefficients between P. jishanensis and the three species P. rockii, P. ostii, P. qiui, and between P. jishanensis and P. decomposita were both 0.48. These five species were clustered in another clade. These two clades corresponded well to Subsect. Delavayanae and Subsect. Vaginatae. Our results support the taxonomic treatment of Sect. Moutan recently proposed by Hong (1998, 1997).

Kev words RAPD; Paeonia sect. Moutan DC; Systematics

摘要 芍药属牡丹组(Paeonia sect. Moutan DC)是落叶亚灌木,其野生类群为我国特有。长期以来不同学者根据形态性状对这个组中种的分类处理不断修正,不断有新种描述。我们采用 RAPD 标记分析了牡丹组种内与种间遗传关系。从 10 个 RAPD 引物获得 121 个多态位点。用 UPGMA 方法构建的树系图表明每个种的所有个体都各自聚为一支,种内的相似性系数为 0.60~0.90,因此现有的 7 个种能很好地区分开来。P. delavayi 与 P. ludlowii 相似性系数为 0.60,聚为一支; P. jishanensis 与 P. rockii、P. ostii、P. qiui 以及 P. decomposita 之间的相似性系数为 0.48,聚为一大支。这两支与肉质花盘亚组和革质花盘亚组相对应。这些结果与洪德元根据形态性状对该组所做的分类处理基本相符。我们认为RAPD技术用于牡丹基因组分析是灵敏而行之有效的工具。

关键词 随机扩增的多态性 DNA; 芍药属牡丹组; 系统学

在芍药属 Paeonia 中,牡丹组 Sect. Moutan DC. 植物是一个落叶亚灌木类群,为我国特有。除根皮可入药外,牡丹花色泽鲜艳、雍容华贵,深受广大中外人士喜爱,是我国国花的首选代表。我国是野生牡丹的原产地,拥有极其丰富的遗传资源。日本和欧美的牡丹

中国科学院分类与区系学科特别支持项目(9702)资助。 1998-06-25 收稿,1999-02-03 收修改稿。

园艺品种均源于我国。目前我国仍是世界栽培牡丹的中心。因此研究牡丹的系统与进化具有重大的理论意义,并能为牡丹的育种提供科学根据。

牡丹组的野生种与已研究过的栽培品种的染色体数目都是 2n = 10,核型变异不大, 因此,种间极易杂交。这可能是造成这个类群分类混乱的重要原因之一。回顾 100 多年 的历史,不同学者根据形态性状对该组的种类作了不同的分类处理。有些种类被归并,但 又不断有新种描述。Haw & Lauener(1990)将牡丹的近缘野生类型都列入 P. suffruticosa 的亚种。洪涛等(1992)发表了3个新种和1个新等级:杨山牡丹 P. ostii T. Hong et J. X. Zhang.、稷山牡丹 P. jishanensis T. Hong et W. Z. Zhao、延安牡丹 P. yananensis T. Hong et M. R. Li,以及紫斑牡丹 P. rockii (S. G. Haw et L. A. Lauener) T. Hong et J. J. Li。裴颜龙(1993)根据前人的工作(洪涛等,1992; Haw & Lauener,1990; Haw,1986), 通过深入的野外调查与详尽的形态观察对《中国高等植物图鉴》及《中国植物志》的处理作 了重要修订。他们将目前广为栽培的观赏品种均列为 P. suffruticosa subsp. suffruticosa;沿昌梁山、中条山、华山一线分布的矮牡丹列为另一亚种 P. suffruticosa subsp. spontanea;将秦岭为分布中心的紫斑牡丹 P. rockii 亦分为 P. rockii subsp. rockii 和 P. rockii subsp. lanceolata 2个亚种;保留了中药丹皮原植物 P. ostii;延安牡丹 P. vananensis 暂作存疑种;描述了卵叶牡丹 P. qiui,其模式标本采自神农架;这 4 个种组成一个复合 体,即 P. suffruticosa Andr. 复合体。洪涛和 Osti(1994)将我国野生牡丹 subsp. spontanea 提升为种,定名为稷山牡丹 P. jishanensis,它的栽培后代演变为若干品种,形成稷山牡丹 系列品种群, 定为种的等级, 并在 P, rockii 下发表了一个新亚种, 即 P. rockii subsp. linyanshaii。洪涛等(1996)描述了湖北省保康县牡丹组的两个新分类群,定名为红斑牡 丹 P. ridleyi Z. L. Dai et T. Hong 和保康牡丹 P. baokangensis Z. L. Dai et T. Hong。洪 德元等(Hong et al.,1999)又对牡丹复合体作了新的修订,同意将矮牡丹提升为种,将 P. suffruticosa subsp. spontanea 作为 P. jishanensis 的异名处理,将紫斑牡丹中裴颜龙 (1993)的 P. rockii subsp. lanceolata 改为 P. rockii subsp. rockii, subsp. rockii 改为 subsp. taibaishanica。洪德元等(Hong et al., 1996)通过考证,确认四川牡丹应采用 P. decomposita Hand.-Mazz. 这个名称,将 P. szechuanica 作为 P. decomposita 的异名处理。洪德 元(Hong et al., 1997)将西藏产的大花黄牡丹 P. lutea var. ludlowii Stern et Taylor 提 升到种的等级, P. ludlowii (Stern et Taylor) Hong, 翌年, 他(Hong et al., 1998) 又将滇牡 丹 P. delavayi 与黄牡丹 P. delavayi var. lutea 都归于 P. delavayi 。王莲英(1997)在其 主编的《中国牡丹品种图志》中采纳 Stern(1946)的分类处理,按花盘质地与形态性状的不 同将牡丹组分为革质花盘亚组 Subsect. Vaginatae F. C. Stern 与肉质花盘亚组 Subsect. Delavayanae F.C. Stern。前者包括:1. 矮牡丹(稷山牡丹) P. spontanea (Rehder) T. Hong et W.Z. Zhao; 2. 卵叶牡丹 P. qiui Y.L. Pei et Hong; 3. 紫斑牡丹 P. rockii (S.G. Haw & L. A. Lauener) T. Hong et J. J. Li; 4. 杨山牡丹 P. ostii T. Hong et J. X. Zhang; 5. 四川 牡丹 P. szechuuanica Fang。后者包括:6. 狭叶牡丹 P. potaninii Kom.; 7. 紫牡丹 P. delavayi Franch.; 8. 黄牡丹 P. lutea Delavay ex Franch.。T. Sang 和他的合作者(Sang et al., 1996, 1995)用 nrDNA中的 ITS 以及 cpDNA中 mat K 基因和 psb A-tran H 基因间 隔区的序列分析成功地证明了芍药属芍药组 Paeonia sect. Paeonia 的网状进化,从序列中

变异位点的叠加性精确地检测了几个杂种的物种形成。但上述基因或基因间隔区未能在牡丹组内检测到足够的遗传变异以区分这些近缘种。王子平等(1996)用 cpDNA 中的 psbA、rpo、tranK、rbcL及 nrDNA 中的 18s/ITS 等基因片段作酶切位点分析未能将 P. ostii、P. rockii 与 P. qiui 分开;四川牡丹与矮牡丹亲缘关系很近,它们在表征树状图中聚为一支。由此可见,关于牡丹组内种的分类处理还存在下列问题:(1)牡丹组的两个亚组划分是否自然, P. decomposita 的分类位置仍未确定;(2)延安牡丹仍是个存疑种;(3)卵叶牡丹等作为新种是否成立;(4)如何使牡丹组的分类系统更反映自然? 对上述问题的进一步澄清与验证,借助更为灵敏的分子标记技术揭示 DNA 水平上的遗传变异势在必行。我们采用 RAPD 技术试图回答上述问题。

1 材料和方法

1.1 植物材料

用于 RAPD 实验提取 DNA 的全部植物叶片分别采自自然分布区的野生牡丹和在植物园移栽成活的野生牡丹共 7 个种 59 个植株(见表 1)。分别提取基因组 DNA。凭证标本保存于中国科学院植物研究所标本馆。

1.2 引物

用于 RAPD 的引物是 OPA01, OPA18, OPK11, OPK18, OPL02, OPL04, OPL05, OPL19, OPM19和 OPY16, 均购自上海生工(Sangon)生物工程有限公司。

1.3 总 DNA 提取与纯化

在邹喻苹等(1994)的基础上略有改进。在成熟的牡丹叶片中多酚与多糖的含量较高,为了有效地去除这些次生物质,在研磨时加入足够量的抗坏血酸钠与 PVP 粉末以防止褐变。在细胞自溶之前,在没有 CTAB 或 SDS 等去垢剂的缓冲液中低速(7000 转/分钟)离心一次。此时,多糖等次生物质随上清液弃去。收集的颗粒含细胞核、叶绿体和大部分线粒体,在此基础上提取 DNA。所得的粗 DNA 经 RNA 酶处理去除 RNA,必要时加入 5 mol/L NaCl (终浓度为 2 mol/L)以进一步去多糖。

1.4 RAPD-PCR

见邹喻苹等(1994)。RAPD-PCR 在 Idaho 1818 型毛细管气浴式热循环仪上进行。PCR 运行程序如下:94℃变性 2 min;接着 94℃变性 2 s,35℃退火 10 s,72℃延伸 20 s,运行 38 个周期;最后在 72℃维持 4 min。在 10 ml 反应体积中含:DNA 模板 5 ng,引物 30 ng, Tris-HCl50 mmol/L (pH 8.3), dNTP 200 μmol/L(含 dATP, dTTP, dCTP, dGTP), MgCl₂ 2 mmol/L, BSA 0.5 mg, Ficoll 1%, 酒石黄 1 mol/L 和 Taq DNA 聚合酶 0.5 U (购自北京农业大学)。

1.5 PCR 产物鉴定与记录

PCR产物用1.5%琼脂糖凝胶电泳(在0.5xTBE中)分离与鉴定,在Photo-Dye 紫外透射仪上观察与照相。DNA分子量标准为LKB 100bp 梯子。

1.6 数据处理

应用 NTSYS 软件(Rohlf,1993)中的 Jaccard 公式计算每个个体之间的遗传距离,选择 UPGMA 方法构建牡丹组 7 个种 59 个个体的表征聚类图。

表 1 采样类群的编号、名称及产地 Table 1 Imformation of materials studied

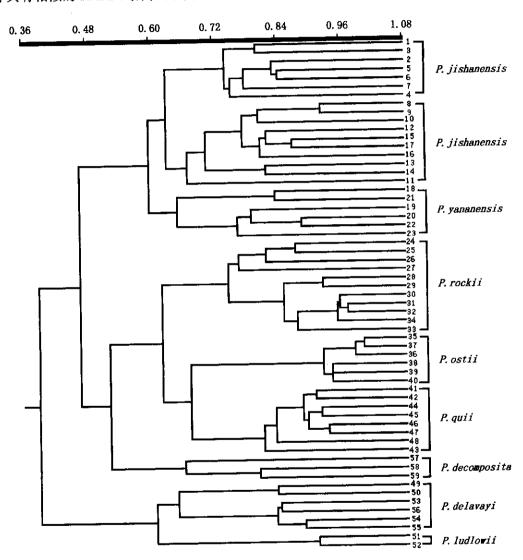
Experiments No.	Taxon	Locality	Elevation (m)	Voucher
1~7	矮牡丹 P. jishanensis T. Hong et W.Z. Zhao (P. suffruticosa subsp. spontanea (Rehder) S.G. Haw et L.A. Lauener	山西稷山 Shanxi; Jishan	1100~1480 m	Pei Yan-long 93101, 94001-6
8~17	矮牡丹 P. jishanensis T. Hong et W. Z. Zhao (P. suffruticosa subsp. spontanea (Rehder) S. G. Haw et L. A. Lauener	山西永济 Shanxi: Yongji	1000~1650 m	Pei Yan-long 9301, 9302, 9305,9312, 9403-9407, 9417
18~23	延安牡丹 P. yananensis(?)	陕西延安万花山 Shaanxi: Yanan Wanhuashan	980 m	Pei Yan-long 9003002-6
24~26	紫斑牡丹 P. rockii . subsp. taibaishanica Hong	甘肃天水 Gansu:Tianshui	1720 m	Pei Yan-long 9007002-04
27~29	紫斑牡丹 P. rockii subsp. rockii	陕西略阳 Shaanxi: Lueyang	1870 m	Pei Yan-long 9006001-02 9006004
30~34	紫斑牡丹 P. rockii subsp. taibaishanica Hong	陕西太白山 Shaanxi: Taibaishan	1800 m	Pei Yan-long 9005005-09
35~40	杨山牡丹 P. ostii T. Hong et J. X. Zhang	河南宝天曼 Henan: Baotianman	1370 m	Hong De-yuan 97011
41~45	卵叶牡丹 P. qiui Y. L. Pei et Hong	湖北神农架 Hubei: Shennongjia	1650~2010 m	Pei Yan-long 9009003-07
46~48	卵叶牡丹 P. qiui Y.L. Pei et Hong	湖北保康 Hubei: Baokang	1200~1300 m	Hong De-yuan 97029 (1,4,5)
49,50	滇牡丹 P. delawayi Franch.	西藏林芝 Xizang : Nyingchi	3200 m, 2950 m	Hong De-yuan 96003,96004
53	滇牡丹 P. delavayi Franch.	云南丽江 Yunnan: Lijiang	2940 m	Yu Hong 97095
54,55, 56	滇牡丹 P. delavayi Franch. (P. delavayi Franch. var. lutea)	云南昆明 Yunnan: Kunming	21 00 m	Hong De-yuan 97077(7,9,12)
51, 52	大花黄牡丹 <i>P. ludlowii</i> (Stern et Taylor) Hong(<i>P. lutea</i> Delavay ex Franch. var. <i>ludlowii</i> Stern et Taylor)	西藏米林 Xizhang : Mainling	2900 m	Hong De-yuan 96005, 96007
57	四川牡丹 P. decomposita HandMazz. (P. szechuanica Fang)	四川理县 Sichuan: Lixian	2200 m	Hong De-yuan 95033
58,59	四川牡丹 P. decomposita HandMazz. (P. szechuanica Fang)	四川金川 Sichuan: Jinchuan, Lixian	2350 m	Hong De-yuan 95036,95037

2 结 果

2.1 牡丹组的 RAPD 式样

10 个 RAPD 引物在芍药属牡丹组 59 个个体中总共扩增出 121 个多态位点,可见在这个类群的植物中存在丰富的遗传变异。种的专一带虽不多,但可提供该种在牡丹组内

系统位置的信息: 滇牡丹与大花黄牡丹有很相似的 RAPD 式样。它们共有 A01-600, L02-400, L16-420, 共同缺失 A01-800, L02-550 几个多态位点。大部分多态位点为 3~4 个种的大多数个体共有,至少为两个以上的个体共有。同一种或同一亚种的绝大多数个 体具有相似的 RAPD 式样,属于同一居群的个体之间相似性更大。



芍药属牡丹组 59 个个体表征聚类图 图 1

01~07. 矮牡丹稷山居群; 08~17. 矮牡丹永济居群; 18~23. 矮牡丹延安居群; 24~26. 紫斑牡丹天水居群; 27~ 29. 紫斑牡丹略阳居群; 30~34. 紫斑牡丹太白山居群; 35~40. 杨山牡丹宝天曼居群; 41~45. 卵叶牡丹神农架居 群;46~48. 卵叶牡丹保康居群;49~50. 滇牡丹林芝居群;51~52. 大花黄牡丹米林居群;53. 滇牡丹漓江居群;54 ~56. 滇牡丹昆明居群;57. 四川牡丹理县居群;58~59. 四川牡丹金川居群。

Fig. 1 Dendrogram of 59 accessions of Paeonia sect. Moutan

01-07. Jishan population of P. jishanensis; 08-17. Yongji population of P. jishanensis; 18-23. Yanan population of P. jishanensis; 24-26. Tianshui population of P. rockii; 27-29. Lueyang population of P. rockii; 30-34. Taibaishan population of P. rockii; 35~40. Baotianman population of P. ostii; 41~45. Shennongjia population of P. qiui; 46~48. Baokang population of P. qiui; 49~50. Nyingchi population of P. delawayi; 51~52. Mainling population of P. ludlowii; 53. Lijiang population of P. delavayi; 54-56. Kunming population of P. delavayi; 57. Lixian population of P. decomposita; 58~59. Jinchuan population of P. decomposita.

2.2 种内与种间的遗传变异

根据 RAPD 多态位点统计的数据,用 Jaccard 公式计算了每个个体的遗传距离和 UP-GMA 方法构建了树状图(图 1)。结果表明,不同居群的个体在表征聚类图中各自单独聚为一支,不同亚种、不同种能很好区分开。各个种种内相似性系数大约在 0.60~0.90。紫斑牡丹 P. rockii subsp. tabaishanica (太白山紫斑牡丹)5 个个体聚在一起,然后再与代表另一亚种 P. rockii subsp. rockii 的居群共同聚为一支,这个种的相似性系数为0.75。杨山牡丹的 6 个个体单独聚为一支,这个种的相似性系数大于 0.95;卵叶牡丹虽与紫斑牡丹和杨山牡丹亲缘关系很近,但它的两个居群(神龙架居群与保康居群)分别各自聚类后又共同聚为一支,它们的相似性系数接近 0.80;矮牡丹中的两个居群(稷山居群与永济居群)各自分别聚类后与延安牡丹共同聚为一支,它们的相似性系数为 0.60。这些结果与裴颜龙等(裴颜龙,1993)根据形态性状描述的结果基本一致。只是延安牡丹与稷山牡丹亲缘关系很近,可能属于稷山牡丹这个种。滇牡丹丽江居群与昆明西山居群以及西藏林芝居群的亲缘关系很近,相似性系数为 0.65,它们先聚类后再与大花黄牡丹聚为一支,这两个种的相似性系数为 0.60。紫斑牡丹、杨山牡丹和卵叶牡丹亲缘关系密切,相似性系数大于 0.60,它们聚为一支后再与四川牡丹和矮牡丹聚为一大支,这一大支的相似性系数为 0.48。

3 讨论

3.1 牡丹组亚组的划分及四川牡丹的系统位置

早在1946年 Stern 根据牡丹的花盘是革质还是肉质将其分为两个亚组: Subsect. Vaginatae 和 Subsect. Delavayanae 。在《中国植物志》第 27 卷(潘开玉, 1979)中未划分亚 组,但在芍药属检索表中牡丹组的划分以及四川牡丹的归属与此一致。T. Sang 和他的 合作者(Sang et al., 1996, 1995)对芍药属 33 种的 nrDNA 中的转录间隔区(ITS1 + ITS2) 及 cpDNA 中的 psbA-trnH 基因间隔区进行了序列分析。结果表明,其中牡丹组各个种 的变异位点非常少,未能区分开一些近缘种,但他们提供了一个重要的系统学信息,即在 ITS 489 bp 的序列中紫斑牡丹、矮牡丹和四川牡丹 3 个种完全相同, 无一碱基替换。在 psbA-trnH 318 bp 的序列中矮牡丹与四川牡丹两个种也完全一样。因此他们支持 Stern (1946)的意见,将牡丹组分为 Subsect. Vaginatae F. C. Stern 和 Subsect. Delavayanae F. C. Stern 两个亚组。前者包括 P. rockii (S. G. Haw et L. A. Lauener) T. Hong et J. J. Li, P. suffruticosa subsp. spontanea (Rehd.)S. G. Haw et L. A. Lauener 和 P. szechuanica Fang; 后者包括 P. delavayi Franch. 和 P. lutea Delavay ex Franch. 。王子平(硕士论 文)、尹蓁等用了 cpDNA 中的 rbcL、tran K、psb A、rpo 及 nrDNA 中的 18s/ITS 等基因片 段对牡丹组各个种(包括新近两年描述的新种 P. ostii 与 P. qiui)及芍药(P. lactiflora) 进行了 PCR-RFLP 分析, 所得系统学信息也十分有限。他们用了 16 种限制性内切酶对 2.5kb 的 18s/ITS 进行了酶切位点分析,从 67 个变异位点聚类结果表明四川牡丹与矮牡 丹聚在一起;紫斑牡丹、卵叶牡丹与杨山牡丹3个种未能区分开。因为都是对 ITS 进行分 析,王子平与 T. Sang 得到一致结果不言而喻。王莲英(1997)接受 Stern(1946)的分类处 理,即将牡丹组分为(1)革质花盘亚组 Subsect. Vaginatae F.C. Stern 与(2)肉质花盘亚组

Subsect. Delavayanae F. C. Stern,将四川牡丹列入第一亚组。洪德元等(Hong et al., 1996)强调了 P. decomposita 的花盘、心皮与全身光滑无毛,花盘白色,花瓣玫瑰色,3~4回复叶,小叶(29)33~63 枚等特征;认为该种与心皮被有绒毛,花盘黄白色或紫色,花瓣白色或基部具紫斑,小叶9或19~29的 P. suffruticosa 和 P. rockii 可以明显区别。这些观察结果与 Stern(1946)的描述很不一致,因为 Stern 把 P. decomposita 与 P. suffruticosa 误认为同一个种。所以 P. decomposita Hand. -Mazz. (1939)这个四川牡丹的早期名称曾一度被忽略,洪德元认为它实际上就是 P. szechuanica Fang(1958),应把后者作为前者的异名处理。用 UPGMA 方法建树,对 RAPD 的结果进行分析表明,牡丹组可聚为两大类:大花黄牡丹与滇牡丹聚为一类,四川牡丹与其他各种聚为另一大类,这与传统的把牡丹组分为肉质花盘亚组与革质花盘亚组的观点一致。

3.2 黄牡丹的分类处理

本实验用的镇牡丹采自云南丽江,黄牡丹采自云南昆明西山。它们的形态性状十分相近,而花瓣的颜色变异较大,不是一个稳定的分类性状。RAPD分析结果表明它们的遗传距离极近,可视为同一个种的两个居群,因此二者都可归属于 *P. delavayi* Franch.。西藏的大花黄牡丹也是二回三出复叶,裂片披针形,花大色黄,形态性状与前二者也相近,RAPD分析结果把这两个种归为一大类。

3.3 卵叶牡丹能否成立的问题

卵叶牡丹与牡丹组其他各种遗传距离都较大。在聚类图中,卵叶牡丹保康居群与神农架居群各自先聚为一小支,然后再共同聚为一支,与杨山牡丹和紫斑牡丹明显区分开,因此新种卵叶牡丹 P. qiui Y. L. Pei et Hong 的发表是合理的。卵叶牡丹两个居群之间遗传距离很小。王子平对牡丹组作了 18s/ITS 片段的酶切位点分析,未能将卵叶牡丹、紫斑牡丹和杨山牡丹 3 个种分开,是因为 18s 是高度保守的基因,ITS 是中度保守的转录间隔区,它们对于区分牡丹组内的近缘种无能为力。由此可见对芍药属牡丹组这个类群种间关系的研究要采用高度灵敏的分子标记,例如 RAPD, SSR 或 AFLP 等。

3.4 延安牡丹的归属

RAPD分析的的结果表明延安牡丹与矮牡丹中的稷山居群和永济居群的相似性系数为0.60,在聚类图中与上述两个居群聚为一支,因此可认为延安牡丹属于矮牡丹这个种,作为矮牡丹中的一个居群处理。用于本文作 RAPD分析的延安牡丹全为半野生。裴颜龙(1993)描述延安牡丹的叶和花的特点介于紫斑牡丹与矮牡丹之间。事实上延安万花山已从洛阳、曹州、甘肃作了大量的引种工作,牡丹组内的类群栽培在一处,天然杂交很容易,变异幅度也较大。他们将延安牡丹视为矮牡丹与紫斑牡丹的杂交后代。我们用RAPD分析的结果并不排斥这种推测,如果延安牡丹确为杂种,也可能它的基因组保留了更多的矮牡丹的信息,因此在做聚类分析时它会与矮牡丹聚在一起。

3.5 关于矮牡丹分类处理及命名的建议

原来归属于矮牡丹的各个居群之间分化较大,特别是陕西的两个居群(铜川与华山)与山西的两个居群(稷山与永济)遗传距离较大(数据未列)。将现有矮牡丹的各个居群统统命名为一个种——P. jishanensis 是否合适,值得商榷。再者,栽培牡丹的品种多达几百个,可能起源于野生牡丹的各个种,将所有的栽培牡丹统统列为 P. suffruticosa subsp.

suffruticosa 是否合适,建议分类学家再考虑。

致谢 衷心感谢洪德元、潘开玉两位先生为本文提供可靠的实验材料和在写作中的宝贵 意见。

参考文献

- 方文培, 1958. 中国芍药属研究, 植物分类学报, 7(4):297~323
- 王子平, 1996. 牡丹复合体的分子进化和系统学研究——细胞核核糖体基因变异的分析. 硕士学位论文, 中国科学院植物研究所
- 王莲英, 1997. 中国牡丹品种图志, 北京:中国林业出版社, 2~7
- 洪涛, 张家勋,李嘉珏, 赵文忠,李明瑞,1992.中国野生牡丹研究 (一) 芍药属牡丹组新分类群. 植物研究,12(3):223~234
- 洪涛, 齐安·鲁普·奥斯蒂, 1994. 中国野生牡丹研究 (二) 芍药属牡丹组新分类群. 植物研究, 14(3): 237~240
- 洪涛,戴振伦, 1997. 中国野生牡丹研究 (三)芍药属牡丹组新分类群. 植物研究,17(1):1~5
- 邹喻苹,汪小全,雷一丁,裴颜龙,张志宪,1994.几种濒危植物及其近缘类群总 DNA 的提取与鉴定. 植物学报、36:528~533
- 潘开玉, 1979. 芍药属. 中国植物志. 第27卷. 北京:科学出版社. 37~59
- 裴颜龙, 1993. 牡丹复合体(Paeonia suffruticosa Andr. Complex)的研究. 博士学位论文. 中国科学院植物研究所
- Haw S G, 1986. A problem of Paonies. The Garden, 111(7):326~328
- Haw S G, Lauener L A, 1990. A review of the intraspecific taxa of *Paeonia suffruticosa* Andr. Edinburgh J Bot, 47(3):273~281
- Hong D-Y, Pan K-Y, Pei Y-L, 1996. The idendity of *Paeonia decomposita* Hand.-Mazz. Taxon, 45:67 ~ 69
- Hong D-Y, 1997. Paeonia (Paeoniaceae) in Xizang (Tibet). Novon, 7:156~161
- Hong D-Y, Pan K-Y, Yu H, 1998. Taxonomy of the *Paeonia delavayi* complex (Paeoniaceae). Ann Missouri Bot Gard, 81(4):554~565
- Hong D-Y, Pan K-Y, 1999. A revision of the Paeonia suffruticosa Andrews complex (Paeoniaceae). Nord J Bot(in press)
- Sang T, Crawford DJ, Stuessy TF, 1995. Documentation of reticulate evolution in peonies (*Paeonia*) using internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA: Implications for biogeography and concerted evolution. Proc Natl Acad Sci USA, 92:6813~6817
- Sang T, Crawford DJ, Stuessy TF, 1996. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogiography of Paeonia (Paeoniaceae). Amer J Bot, 84(8):1120~1136
- Stern F.C., 1946. A Study of the genus Paeonia. London: The Royal Horticultural Society
- Rohlf F J, 1993. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 1.80